

132
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"PRODUCCION Y ESTABLECIMIENTO DE RAICES
ADVENTICIAS EN DOS ESPECIES DOMINANTES DE
PLAYAS EN DUNAS COSTERAS (IPOMOEA PES-
CAPRAE (L.) R. Br. (CONVOLVULACEAE) Y
CANAVALLIA ROSEA (L.) (LEGUMINOSAE)



T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A I
EDUARDO MARTINEZ ROMERO



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

México, D. F.

1992



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Agradecimientos.....	1
Resumen.....	11
I. Introducción.....	1
1.1. Las dunas costeras.....	1
1.1.1. Movimiento de arena.....	2
1.1.2. Humedad.....	2
1.1.3. Nutrientes.....	3
1.2. La playa.....	5
1.3. Aspectos ecológicos básicos de la clonación.....	7
1.4. Aspectos ecológicos básicos de la producción de..... raíces adventicias.....	12
II. Marco hipotético y objetivos.....	16
III. Antecedentes.....	17
IV. Descripciones.....	23
4.1. El área.....	23
4.2. Las especies.....	28
4.2.1. <u>Canavalia rosea</u>	29
4.2.2. <u>Iponoea pes-caprae</u>	31
V. Método.....	34
5.1. Tiempo de muestreo y elección de la zona.....	34
5.2. Criterio de elección de individuos.....	34
5.3. Tratamientos múltiples.....	35

5.4. Aplicación de tratamientos experimentales.....	36
5.4.1. Tratamiento de humedad.....	36
5.4.2. Tratamiento de nutrientes.....	37
5.4.3. Tratamiento de enterramiento.....	37
5.4.4. Módulos testigos.....	38
5.5. Tratamientos unitarios.....	38
5.6. Ramas testigos.....	38
5.7. Supervivencia.....	39
5.8. Establecimiento de los gradientes.....	39
5.8.1. Humedad.....	39
5.8.2. Nutrientes.....	40
5.9. Análisis estadístico.....	41
VI. Resultados.....	43
6.1. Gradientes.....	43
6.1.1. Humedad.....	43
6.1.2. Nutrientes.....	43
6.2. Tratamientos múltiples y diferencias estacionales.....	45
6.2.1. <u>Canavalia rosea</u>	45
6.2.3. <u>Ipomoea pes-caprae</u>	48
6.3. Comparaciones interespecíficas y formación de ramets.....	50
6.4. Tratamientos unitarios.....	52
6.4.1. <u>Canavalia rosea</u>	52
6.4.2. <u>Ipomoea pes-caprae</u>	54
6.4.3. Comparaciones interespecíficas.....	54
6.5. Supervivencia.....	54

VII. Conclusiones y discusión.....	57
7.1. <u>Canavalia rosea</u>	57
7.2. <u>Ipomoea pes-caprae</u>	58
7.3. Comparaciones interespecificas.....	58
7.4. Discusión.....	59
VIII. Literatura citada.....	65

Agradecimientos

En primer lugar que quiero agradecer y brindar este trabajo a mis padres que gracias a su apoyo, comprensión y amor, sembraron la semilla de mi vida presente y futura. para ellos todo mi amor y reconocimiento.

Agradezco a la M. en C. Irene Pisanty quién asesoró, dirigió, discutió y revisó cuidadosamente esta tesis durante el año y medio que duro su realización. Asimismo, quiero darle las gracias por su amistad, su paciencia, su apoyo y por la formación que me ha dado durante mi estancia en el Laboratorio Especializado de Ecología.

Agradezco a la Dra. Patricia Moreno-Casasola Barceló, Dr. Emmanuel Rincón, a la M. en C. Yvonne Vargas y a la Biol. Ma. Teresa García por sus valiosos comentarios y opiniones como miembros del jurado durante la revisión del manuscrito.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por su apoyo y financiamiento de esta tesis dentro del Proyecto de Investigación de Ecofisiología Comparada de Seis Especies Pioneras de las Dunas Costeras (IN. 203389).

Al Instituto de Ecología, A.C, por la facilitación de las instalaciones de la Estación de Biología de El Morro de la Mancha, Ver. Agradezco a Tacho y Enrique su por su ayuda, colaboración y hospitalidad al montar el experimento y durante los meses de observaciones.

A la Dra. Patricia Moreno-Casasola, Dra. Elvira Cuevas, Dr. Emmanuel Rincón y Dr. Has de Kroon por sus valiosos comentarios en el diseño experimental. Al Dr. Maun por sus ideas y contribución en la discusión.

A Tere García por su ayuda y consejos al montar el experimento. A Tere Valverde por sus consejos y como un ejemplo de constancia y dedicación. A Yvonne Vargas por su orientación y apoyo en el manejo estadístico de los datos.

A Marisa Martínez, Octavio Pérez-Maqueo, Consuelo, Irma Acosta y Tere García por su valiosa colaboración y apoyo en las salidas al campo. Especialmente a Marisa por su dedicación para que el del proyecto de Ecofisiología de Dunas marchara en orden y sin problemas.

A los miembros de los laboratorios Especializado de Ecología y Ecología de la Facultad de Ciencias, gracias por su apoyo.

A mis hermanos Magdalena y Nacho por ser como son los amo y les doy gracias por soportarme que ya es bastante aparte de su ayuda y animos. A mis abuelos Celia y Román por sus cuidados en mi niñez.

A Flor Aimée por su comprensión y paciencia que ha tenido durante estos últimos meses de trabajo, gracias por ser como eres y por estar aquí. Gracias a la familia Gálvez Becerra por su apoyo.

A mi querido amigo Gilberto por todos esos años de camaradería, amistad, buenos y malos momentos. A tu mamá, Juanita que donde quiera que nos vea nos anima e impulsa hacia adelante.....Gracias. A tu esposa Aurora y que siempre sigan juntos

Y a todas las personas que una forma u otra contribuyeron en la realización de esta tesis.

Resumen

Canavalia rosea (S.W.) DC. (Leguminosae) e Ipomoea pes-caprae (L.) Roth. Br. (Convolvulaceae) son dos especies pantropicales dominantes en la zona de pioneras en los sistemas de dunas costeras. Las dos especies comparten habitat y características morfológicas, ambas son plantas herbáceas perennes con tallo de hábito rastrero o estolonífero, sin embargo, difieren en el patrón de producción de raíces adventicias. Los factores físicos juegan un papel fundamental en el tipo de vegetación que se desarrolla en estos ecosistemas: el movimiento de arena, la salinidad, la baja disponibilidad de agua y de nutrimentos restringen el establecimiento y crecimiento de las plantas. Este trabajo se basa en el supuesto de que el crecimiento estolonífero permite la ocupación no azarosa de micrositios favorables a través de la formación y establecimiento de raíces adventicias y la eventual formación de ramets.

Con el fin de analizar la forma de ocupación y explotación que las dos especies realizan en el mismo habitat (i.e la parte anterior de la playa) se evaluó el efecto de tres parámetros físicos (humedad, nutrientes y enterramiento) sobre la producción y sobrevivencia de raíces adventicias en las dos especies, la formación de ramets y se realizaron comparaciones intra e interespecíficas.

Los resultados muestran que el enterramiento induce la formación de raíces adventicias, la humedad y los nutrientes también promueven la formación de raíces solo que en menor proporción. La respuesta es equivalente en las dos especies pero difieren en magnitud. La aplicación de un tratamiento en un módulo no afecta la producción de raíces adventicias en los módulos vecinos. Canavalia rosea no presenta una estacionalidad tan marcada en la producción de raíces adventicias como Ipomoea pes-caprae. En Canavalia rosea la formación de ramets se originó por enterramiento, mientras que en Ipomoea pes-caprae este proceso fue inducido por los tratamientos de nutrientes. En cuanto a la sobrevivencia, el enterramiento es el único tratamiento que presenta una alta tasa de formación y establecimiento de raíces adventicias para las dos especies. Las dos especies coexisten en el mismo habitat sin embargo presentan diferencias sutiles en cuanto al patrón de formación de raíces adventicias.

1. Introducción

1.1 Las dunas costeras: factores físicos.

Entre los factores que caracterizan a las dunas costeras destaca la composición arenosa del sustrato, que define en gran parte los aspectos bióticos y abiótico de estos ecosistemas. La naturaleza arenosa del sustrato ocasiona frecuentemente el enterramiento parcial o total de las plantas, escasez de nutrientes y la baja retención de humedad en el suelo (Ranwell, 1972; Chapman, 1976; Barbour, 1985; Ehrenfeld, 1990).

Los patrones de distribución de las especies se encuentran relacionados con la alta heterogeneidad ambiental, a manera de mosaico, que resulta en gran parte de las diferencias en la movilidad del sustrato que dan lugar a diversos microambientes. Las diferencias en la composición florística de los distintos microambientes de las dunas costeras también son resultado de la interacción de otros factores físicos como son la humedad, la temperatura, la aspersión salina y algunas características del sustrato como el contenido de nutrientes, la salinidad y el pH. La interacción de estos factores permite el establecimiento y crecimiento de determinadas especies vegetales que, ya establecidas a su vez modifican los factores físicos y consecuentemente el microambiente (Moreno-Casasola, et al,

1982; Barbour et al, 1985; Moreno-Casasola & Espejel, 1986; Moreno-Casasola, 1986; Moreno-Casasola, 1988; Castillo et al, 1991).

A continuación se analizan algunos de los factores físicos más relevantes

1.1.1. Movimiento de arena.

La movilidad del sustrato es un factor determinante en la dinámica de los sistemas de dunas costeras, tanto en la distribución como en la estructura de las comunidades vegetales ya que el enterramiento y la erosión afectan el establecimiento (Moreno-Casasola, 1986) y el crecimiento, de las especies vegetales (Marshall, 1965; Hope-Simpson & Jefferies, 1966; Disraeli, 1984; Maun y Lapiere, 1984; Sykes & Wilson, 1990; Maze & Whalley, 1992).

1.1.2. Humedad.

El contenido de humedad en la arena de las dunas es realmente bajo, sin embargo, el potencial de agua hace que las condiciones sean más húmedas de lo que parecen (Pavlik, 1984). La arena, formada por granos no muy compactos origina una rápida percolación de agua que pasa a formar parte del manto freático en las capas inferiores del sustrato. El agua se obtiene por tres fuentes fundamentales: rocío interno,

precipitación y manto freático. El rocío interno es agua condensada que queda atrapada en los intersticios de la arena, forma una capa superficial y es utilizada por plantas que presentan raíces cortas. El agua proveniente de las lluvias es captada por algunas plantas en el momento mismo de la precipitación, sin embargo mucha no es aprovechada porque existe una alta tasa de percolación. Otra fuente importante de agua es el manto freático, el cual juega un papel determinante en el establecimiento y crecimiento de especies vegetales en las hondonadas inundables y húmedas (Moreno-Casasola, 1982; Moreno-Casasola et al., 1982; Barbour, 1985; Kellman & Roulet, 1990).

1.1.3. Nutrientes.

El contenido de nutrientes en los sistemas de dunas costeras es bajo. El nitrógeno, el fósforo, la materia orgánica y el potasio son particularmente escasos; por el contrario, el calcio, el sodio y los microelementos no son limitantes para el crecimiento de las especies vegetales. Las fuentes de suministro de nutrientes son: la aspersión salina, la precipitación, la inundación por agua marina, y el movimiento de arena. Por las características del sustrato arenoso la retención de nutrientes es mínima principalmente en las zonas pioneras o con poca cobertura de vegetación y aumenta hacia las partes más estabilizadas. El nitrógeno desempeña un papel determinante en el crecimiento y

establecimiento de las especies vegetales en los sistemas de dunas. Las bajas concentraciones de nitrógeno inorgánico se atribuyen a la restricción en la mineralización y nitrificación, así como a la lixiviación de nitratos (Willis & Yemm, 1961; Willis, 1963; Pemadasa & Lovell, 1976; Chapman, 1976; Moreno-Casasola, 1982; Barbour, 1985; Kachi & Hirose, 1983; Kellman, 1990; Kellman & Roulet, 1990; Ehrenfeld, 1990).

Otro de los factores relevantes que caracterizan a los sistemas de dunas es la cercanía con el mar, pues la aspersión salina ocasionada por la brisa marina y por el rompimiento de las olas es un factor importante para el establecimiento y la distribución de las especies vegetales de los diferentes microambientes. Se considera una fuente primaria de nutrientes (Ranwell, 1972; Barbour, 1985; Ehrenfeld, 1990) aún cuando llega a ser una limitante para el establecimiento de algunas especies por su contenido de sales. Los gradientes de aspersión salina de la playa hacia las dunas varían en función de las condiciones del viento, distancia a la línea de marea, topografía y cobertura de vegetación (Barbour, 1985; Sykes & Wilson, 1990; Maze & Walley, 1992).

La vegetación y los factores físicos generan condiciones microambientales específicas, de modo que se forma un mosaico de microambientes que guardan una estrecha relación

con el establecimiento y sobrevivencia de las especies vegetales (Janssen, 1972, 1973; Jerling, 1981). El mosaico vegetacional en estos ecosistemas es resultado de un vínculo estrecho entre los factores físicos y la diversidad de especies presente y la disponibilidad de las mismas.

1.2. La Playa

La playa es en sí misma un microambiente más, diferenciable de las laderas, las cimas y las hondonadas, ya que las condiciones que la caracterizan son en algunos aspectos muy diferentes a las que se dan en el interior de los sistemas de dunas. La playa es definida como una franja de sustrato arenoso que se extiende de la línea media de marea a la parte más lejana que alcanzan las olas en una tormenta o, en presencia de una duna frontal, hasta su parte superior (Barbour, et.al, 1976; Barbour, et.al, 1985).

La playa es la zona más expuesta de los sistemas de dunas costeras, permanece húmeda durante cierta parte del año, presenta alta exposición a la aspersión salina, gran movilidad del sustrato arenoso debido al efecto del viento y de las mareas, alta salinidad edáfica, bajos contenidos de nitrógeno, fósforo, potasio y materia orgánica, asociados a una baja capacidad de intercambio iónico (Barbour et.al, 1985; Britton & Morton, 1989; Ehrenfeld, 1990). Las playas se encuentran sujetas al movimiento de las olas y de las

mareas que provocan inundaciones ocasionales, también se encuentran expuestas a tormentas y ciclones; por esta razón la humedad es mayor en esta zona, pero el agua no es fisiológicamente disponible para las plantas por su alta salinidad (Harrys & Davy, 1986; Martínez & Valverde, 1992;).

Britton & Morton (1989) dividen a la playa en dos zonas:
a) La parte anterior que incluye desde la zona donde se rompen las olas hasta la línea más alta de la marea. b) La parte posterior que abarca de la línea más alta de marea hasta la primera duna frontal o embrionaria. Se caracteriza por una superficie que presenta algunas crestas o inclinaciones.

Las playas del Golfo de México son las que tienen más especies en común en comparación con otras zonas de los sistemas de dunas de esta región. La presencia o ausencia de las plantas en la playa depende en primer lugar del arribo de propágulos como semillas u otras diásporas que floten y sean impermeables al agua de mar, y en segundo lugar, de los gradientes microambientales en la playa, que juegan un papel de suma importancia en el establecimiento de las especies disponibles. El establecimiento depende de la posibilidad de desarrollo en las condiciones locales como baja humedad, alta temperatura, alta salinidad, el pH de suelo, aspersión salina, baja disponibilidad de nutrientes y movilidad de

arena, que varían dependiendo de la exposición de la playa. Por lo tanto, solo un pequeño conjunto de especies pueden establecerse, sobrevivir y reproducirse bajo las condiciones de la playa (Moreno-Casasola, 1986).

1.3. Aspectos ecológicos básicos de la clonación.

La morfología vegetal se refiere al arreglo de las estructuras externas de las plantas y se ha reconocido como uno de los factores principales que influyen en su sobrevivencia. La arquitectura de las plantas se estudia desde varias perspectivas, como son la morfológica, la fisiológica, la genética, la ecológica y la evolutiva (White, 1980, 1984).

La forma y la disposición de los componentes externos en las plantas son resultado de una interacción entre el modelo arquitectónico genéticamente determinado, la plasticidad morfológica y las condiciones del medio (Bell, 1984; Lovell & Lovell, 1985). La morfología de las plantas adquiere suma importancia, ya que los patrones de forma de crecimiento y la arquitectura juegan un papel fundamental en la exploración del medio y la explotación de los recursos que éste ofrece (Bell, 1976; Cook, 1983, 1985, Watkinson & White, 1985, Bell, 1991). En suma la forma de las plantas es un fenómeno estructural dinámico que se encuentra en función del espacio, el tiempo y las restricciones ambientales.

Una característica que comparten las especies vegetales es la forma de crecimiento, que consiste en la producción repetitiva de unidades anatómicas idénticas o módulos (Harper, 1978, 1981; White, 1980, 1984). Se define a un módulo como la unidad de construcción básica, formada por un nudo, un entrenudo, la yema y su hoja axilar y en algunos casos estructuras sexuales, ramas o raíces adventicias (Harper, 1978). El crecimiento modular característico de los vegetales les permite un tipo de movilidad que difiere de los organismos unitarios y por lo tanto la repetición y la ramificación es considerada como una forma de forrajeo que permite la ocupación y uso del medio y los recursos originando zonas de agotamiento (Warren, 1980; Harper, 1981)

En los organismos modulares la distinción conceptual entre la selección individual y de grupo no es por sí misma evidente ya que la selección natural actúa tanto a nivel de individuo genético como a nivel modular o de grupos de módulos. La adecuación de los organismos modulares se expresa en términos de nacimientos y muertes de módulos y la formación de propágulos por módulos reproductivos. La selección en los organismos modulares actúa a diferentes niveles de interacción que modifican la sobrevivencia y reproducción de los módulos individuales (Tuomi & Vuorisalo, 1989).

La longitud del módulo o del entrenudo es un aspecto fundamental en la ecología de los organismos con crecimiento modular (Cook, 1983, 1985, Harper, 1985) y con base en ella se han identificado dos formas extremas de crecimiento vegetativo: 1) falange, en la cual los entrenudos son muy cortos, los módulos se encuentran muy juntos y se establecen coberturas muy cerradas que no permiten el establecimiento de individuos diferentes ni de la misma especie y 2) guerrilla, en la cual los entrenudos son relativamente largos, la distancia entre los módulos es mayor y las coberturas no son tan altas, por lo tanto el establecimiento de individuos de alguna otra especie o de la misma es factible. (Harper, 1981; Cook, 1985; Peñalosa, 1983; Hutchings & Bradbury, 1985).

Los patrones de forrajeo son distintos para cada especie dependiendo de su plasticidad morfológica, su habitat y la disponibilidad de recursos (Hutchings & Slade, 1987; Sutherland & Stillman, 1988). Algunas clasificaciones alternativas no necesariamente toman en cuenta la longitud de los módulos, si no que asocian la variabilidad morfológica, la integración fisiológica y la asignación de recursos con las formas de crecimiento que exploran y explotan multidimensionalmente el espacio son: a) estrategia de forrajeo, consistente en la exploración oportunista del medio; la forma de crecimiento está en función de la disponibilidad espacial de los recursos; b) estrategia

conservadora que implica la explotación óptima en habitats pobres en recursos; la forma de crecimiento se relaciona con la disponibilidad temporal de recursos y c) estrategia de consolidación, que consiste en la monopolización de los recursos disponibles en el tiempo y en el espacio; la forma de crecimiento es agregada (de Kroon & Schieving, 1990; de Kroon & Schieving, 1991).

Otra característica producto de la estructura modular en las plantas es la conexión física entre módulos adyacentes o hermanos lo que implica, un sistema estructuralmente estable con cierto grado de independencia o dependencia fisiológica entre éstos. Del grado de integración fisiológica de las plantas depende que un conjunto de módulos tengan la capacidad de dar lugar a un individuo fisiológicamente independiente, sin que necesariamente exista una separación física entre ellos (Hardwick, 1986; Sackville Hamilton et al. 1987; Caraco & Kelly, 1991). Las partes que tienen la capacidad de separarse de la planta progenitora y establecerse dando lugar a un individuo fisiológicamente independiente se llaman ramets, mientras que los individuos genéticos que surgen de un cigoto se nombran genets.

La fisiología de las plantas modulares está descrita en términos de cooperación y no de competencia entre los módulos (Hardwick, 1986). Una alta integración fisiológica le confiere a cada módulo una respuesta específica a las

limitaciones de recursos y es una ventaja en ambientes con perturbaciones poco frecuentes y predecibles. Una integración fisiológica baja presenta la ventaja de reducir el riesgo de mortalidad, porque si cierta parte del genet es dañado no se pone en peligro a toda la planta, ya que un grupo pequeño de módulos es capaz de mantener cierta independencia de los módulos adyacentes. La capacidad de clonación o de formación de ramets de una planta modular depende de su grado de integración fisiológica (Hartnett & Bazzaz, 1983; Callaghan, 1984; Hutchings & Bradbury, 1985; Hardwick, 1986; Hutchings & Slade, 1987; Evans, 1988, 1991).

En las dos últimas décadas se realizaron una serie de trabajos que establecieron un marco conceptual y metodológico para los organismos clonales y en particular para las plantas. Entre ellos destacan los de Sarukhán (1973), Bazzaz & Harper (1985), Platt (1981), Jones (1985), Harnett & Bazzaz (1985 a y b), Ashmun & Pitelka (1985), Callaghan (1987), De Kroon & Schieving (1990), De Kroon & Van Groenendael (1990), entre muchos otros.

En dunas costera se han realizado trabajos con especies vegetales bajo el enfoque modular y clonal, como los de Huiskes & Harper (1979) con Ammophila arenaria; Noble et al (1979) con Carex arenaria ; Abul-fatih & Bazzaz (1980) con Ambrosia trifida; Krajnyk & Maun (1981) con Ammophila brevigulata; Kranjnyk & Maun (1982) con Ammophila

brevigulata; Noble & Marshall (1983), Disraeli (1984) con Ammophila Arenaria; Maun & Lapierre (1984) con Ammophila arenaria; Bartlett & Noble (1985), Harris & Davy (1986) con Elymus farctus. La mayoría de los estos estudios se realizaron en dunas de zonas templadas, sin embargo existen trabajos con especies de zonas tropicales, Pisanty, (en prep) con Canavalia rosae, Garcia y Pisanty (en prep) con Ipomoea pes-caprae y Valverde (1992) con Schizachyrium scoparium var. littoralis.

1.4. Aspectos ecológicos básicos de la producción de raíces adventicias

Se reconocen dos tipos de sistemas radiculares, que difieren en su origen: la raíz principal y las raíces adventicias. El sistema radicular principal se deriva del crecimiento y de la ramificación lateral de la radícula que se produce al germinar la semilla y es típico de la mayoría de las dicotiledóneas. Frecuentemente, las raíces adventicias constituyen el único sistema radicular en las monocotiledóneas maduras y algunas dicotiledóneas tienen los dos tipos de sistemas radiculares (Harper et al, 1991).

Se ha establecido una controversia en relación al significado del término "adventicio" mismo que se aplica a cualquier órgano que se encuentre en una posición atípica, es decir, en partes donde no se le esperaría. La definición

anterior es correcta en el caso de la formación de un meristemos en la lámina de una hoja porque la mayoría de los meristemos se originan en la axila de la misma. En el presente trabajo se aceptará el término de adventicio para las raíces que se desarrollan de estructuras no provenientes del sistema radicular embrionario, como hojas o tallos; sin embargo, es preciso tener en cuenta que la formación de las raíces adventicias en la mayoría de las especies vegetales es la regla y no la excepción (Bell, 1991; Harper, 1991).

Tanto el sistema radicular principal como el sistema de raíces adventicias presentan un conjunto de funciones que son fijación, almacenamiento de reservas y captura de agua y nutrientes del medio. Las raíces adventicias presentan dos características específicas: la formación de raíces en las partes o módulos aéreos que permite a las plantas explorar, colonizar y explotar el medio circundante que puede ser inaccesible para el sistema radicular principal. La segunda característica es la de brindar soporte mecánico adicional y, como ya se dijo, frecuentemente sustituyen a las raíces principales en las monocotiledóneas. Las raíces adventicias permiten el establecimiento de la planta madre (genet) y eventualmente la formación de unidades vegetativas independientes (ramet) (Barlow, 1986; Fitter, 1987).

Dos aspectos ecológicos básicos son importantes en las poblaciones de plantas clonales con forma de crecimiento

postrado (estolonífero o rizomatoso): 1) las plantas clonales poseen la capacidad de producir raíces adventicias, vástagos del tallo o tejido radicular lo cual permite una plasticidad ecológica al mantener un equilibrio entre las funciones de las partes aéreas y subterráneas y permite la formación de nuevos ejes de polaridad alejados de la planta madre y 2) esta forma de crecimiento permite la ocupación horizontal del espacio por un genet y la posible formación de un ramet (Cook, 1985). La formación de raíces adventicias en las poblaciones de plantas clonales de hábito postrado o trepadoras adquiere un papel de suma importancia ya que son las estructuras que permiten la exploración y explotación selectiva del medio. El establecimiento de un sistema de raíces adventicias fisiológicamente independiente del sistema radicular principal aumenta las posibilidades para que se lleve a cabo la formación de un ramet.

La mayor parte de los trabajos sobre raíces estudian el crecimiento, la morfología, la arquitectura, y la topología (aspectos no-métricos de la estructura de ramificación) en relación a la disponibilidad espacial y temporal de nutrientes y humedad, tanto en condiciones de campo como de laboratorio (Cannon, 1949; Dittmer, 1959; Hackett, 1972; Drew, 1975; Deans, 1979; John et al, 1983; Fitter et al, 1988; Fitter et al, 1991; Porter & Lawlor, 1991; Harper, 1991). Aún se carece de estudios sobre el efecto de estos

aspectos de las raíces en los aspectos ecológicos, sobre todo a nivel poblacional.

II.- Marco hipotético y objetivos

El marco hipotético de este trabajo se basa en el supuesto de que el crecimiento estolonífero permite la ocupación no azarosa de micrositios favorables a través de la formación y sobrevivencia de raíces adventicias, que eventualmente permiten la producción de ramets o unidades vegetativas fisiológicamente independientes, que está influenciada por las condiciones microambientales.

Objetivos: a) analizar el efecto de tres parámetros físicos (humedad, nutrientes y enterramiento) sobre la producción y establecimiento de las raíces adventicias de Ipomoea pes-caprae y Canavalia rosea y la eventual formación de ramets y b) realizar comparaciones intra e interespecíficas con el fin de analizar la forma de ocupación del espacio de Ipomoea pes-caprae y Canavalia rosea, plantas que ocupan el mismo hábitat, i.e. la parte anterior de la playa.

III Antecedentes

La estructura de las plantas es por un lado una respuesta evolutiva, a largo plazo, y por otro es reflejo de la plasticidad ecológica a las condiciones ambientales locales. En este sentido se han realizado una serie de trabajos que han abarcado de manera parcial la forma de crecimiento postrado (estolonífero o rizomatoso), el patrón de forrajeo, la heterogeneidad del ambiente, las estructuras de fijación y absorción y la clonación, i.e la formación de ramets. El criterio de elección de los trabajos a continuación descritos fue el que los puntos anteriormente mencionados sean tratados al menos parcialmente de una u otra forma, independientemente del tipo de vegetación en el que se efectuaron.

Cabe aclarar que en el presente trabajo el término estolón se define como un tallo que crece horizontalmente sobre la superficie de un sustrato. El tallo está formado por internodos y nodos que presentan hojas, flores, estolones adicionales y eventualmente raíces adventicias. El rizoma se define de la misma forma sólo que el tallo crece por debajo del sustrato (Bell, 1991).

McIntyre (1976) estudió la dominancia apical y la influencia de la deficiencia hídrica sobre la actividad meristemática en la formación de raíces adventicias en

Agropyron repens. El resultado principal de este trabajo es que la falta de humedad inhibe la actividad de los meristemos laterales que son potencialmente formadores de raíces adventicias. El desarrollo inducido de los meristemos laterales fué correlacionado con la inhibición parcial o total del crecimiento apical o su transición a vástago. El crecimiento del rizoma depende del suministro de fotosintatos de otras partes de la planta, sin embargo la producción de raíces adventicias en cada nodo permite al rizoma responder localmente a la deficiencia hídrica. La correlación inversa entre el crecimiento apical y el meristemático como una respuesta local a la formación de raíces adventicias a nivel de módulo sugiere una respuesta a nivel modular a las condiciones microambientales.

Harris y Lovell (1980) estudiaron la preferencia de habitat, la forma de crecimiento y la producción de raíces adventicias de varias especies perennes y anuales del género Veronica. Las especies anuales de este género raramente producen raíces adventicias, generalmente se encuentran en suelos agrícolas y la asignación de recursos es en su mayor parte a esfuerzo reproductivo. Las especies perennes de este género producen raíces adventicias en habitats naturales y la mayor parte de los recursos se asigna al crecimiento vegetativo. Veronica filiformis es una especie perenne de hábito postrado, forma de crecimiento en falange con agregados circulares y no presenta formación de estructuras

sexuales. Los vástagos tienden a fragmentarse y la formación de raíces adventicias, en los nodos permite su rápido establecimiento. Si el ambiente es muy heterogéneo la forma de crecimiento es muy variable. Por ejemplo, en caso de existir deficiencia en humedad o nutrientes la ramificación se inhibe junto con la formación de raíces adventicias lo que sugiere una respuesta de la planta a los factores físicos en los microsítios. La facilidad de separación de fragmentos y el vigor en la formación de raíces adventicias permite a Veronica filiformis su expansión por clonación.

Schellner, Newell y Solbrig (1982) analizaron la distribución espacial de ramets y plántulas de 16 poblaciones de las especies estoloníferas Viola blanda, V. pallens y V. incognito. El establecimiento de plántulas es agregado y mayor en áreas donde la densidad de ramets es menor. Los ramets de un año o más se encuentran agregados o distribuidos al azar en el espacio. La distribución de sitios favorables en el ambiente donde estas especies se encuentran no es homogénea, lo cual sugiere que la formación de estolones hacia diferentes direcciones es una forma de crecimiento que permite el establecimiento de ramets en microsítios disponibles. El establecimiento de un ramet es resultado de la formación de raíces adventicias y vástagos en algunos o todos los módulos en un microsítio favorable. Un atributo importante del rizoma o estolón es que el ápice responda a las condiciones de un microsítio, cambiando, por

ejemplo la longitud del internodo y el patrón de formación de raíces adventicias. Este trabajo es muy importante ya que plantea prácticamente todo el marco teórico del presente estudio.

Salzman (1985) trabajó con Ambrosia psilostachya, especie rizomatosa que muestra una marcada preferencia a colonizar suelos no salinos sobre los que tienen altas concentraciones de sales. Los clones presentan una alta preferencia por condiciones no salinas, bajo las que crecen vigorosamente, mientras en suelos salinos tienen un desarrollo restringido. Se sugiere que el crecimiento rizomatoso permite el establecimiento no azaroso de ramets en diferentes ambientes. Este autor concluye que en las plantas clonales, la presencia de genotipos en un ambiente específico representa la ocupación de microsítios favorables como resultado de una mortalidad selectiva por un ambiente heterogéneo.

Hutchings y Slade (1987) estudiaron la plasticidad morfológica, los patrones de forrajeo y la integración fisiológica de Glechoma hederaceae, una planta herbácea, perenne, de hábito prostrado y estolonífero. Realizaron una serie de experimentos que consistieron en comparaciones morfológicas en diferentes condiciones de crecimiento a lo largo de gradientes de nutrientes y luz. Los ramets, produjeron raíces adventicias en condiciones favorables. Los

patrones de forrajeo y la morfología cambiaron dependiendo del gradiente en el cual se encontraban. Por ejemplo: al pasar de un tratamiento alto en nutrientes y luz a uno con baja cantidad de luz y alto en nutrientes se observó un cambio en el patrón de forrajeo de falange a guerrilla y una disminución del número de ramets y estolones ramificados por clón. La densidad actúa diferencialmente en el mismo clón, causando que en la parte interior crezca en forma de falange y en la periferia o zona de exploración el patrón de crecimiento es en forma de guerrilla. En relación a la integración fisiológica las condiciones locales que afectan a un ramet no necesariamente tienen consecuencias sobre el clón completo ni tampoco sobre el ramet completo. Los resultados anteriores sugieren que la forma de crecimiento postrado, ya sea estolonífero o rizomatoso, permite una expansión máxima con un gasto mínimo de tejido de soporte y la formación de ramets respuesta a un habitat heterogéneo.

de Kroon y Knops (1990) estudiaron la exploración y explotación del habitat a través de la plasticidad morfológica de dos especies de gramíneas perennes Brachypodium pinnatum y Carex flacca. Observaron el efecto de los nutrientes y la luz sobre la longitud del internodo, del rizoma y del patrón de ramificación. La ramificación de ambas especies fue significativamente estimulada por la intensidad de la luz y se incrementó con la disponibilidad de nutrientes. Tanto en C.flacca como en B.pinnatum se

observó que la cantidad de variación endógena en la longitud del rizoma y la dinámica de los meristemas responde a cierta plasticidad dependiendo de la disponibilidad de recursos. Lo anterior sugiere diversas alternativas de forrajeo. El uso conservador de un banco de meristemas (crecimiento lento y determinístico) puede ser una característica de las plantas clones al crecer en hábitats limitados en recursos .

A pesar de estos estudios , es aún poco lo que se sabe de la respuestas puntuales. En particular, quedan aún muchas preguntas por resolver en torno al comportamiento de las raíces adventicias, cuyo conocimiento es importante para comprender muchos de los aspectos ecológicos de las especies que los presentan.

IV Descripciones.

4.1. El área de trabajo.

El presente trabajo se realizó en la playa del Morro de la Mancha, que se encuentra en los terrenos de la Estación Biológica del Instituto de Ecología A.C. La estación se localiza, a 30 km al norte de ciudad José Cardel (96 22' de longitud oeste y 19 36' de latitud norte), en la zona central del estado de Veracruz (figura 4.1.). La estación se encuentra rodeada por cultivos de caña y maíz, zonas de pastoreo, una laguna costera, manglares y una selva mediana subcaducifolia.

El sistema está formado por una zona de pioneras a la orilla de la playa y por un conjunto de dunas en la parte posterior. La zona de pioneras presenta dos partes: un cordón de dunas bajas (1 a 2.5 m) y angostas, longitudinal a la playa, y una zona ubicada sobre la misma playa que recibe la influencia de las mareas y que es considerada como una zona de pioneras bien desarrollada. En la parte posterior a la zona de pioneras el sistema está constituido por un conjunto de dunas parabólicas con orientación al N-NE, las cuales presentan como resultado de su topografía, de su estabilidad y de los diferentes factores físicos un mosaico de microambientes con vegetación característica



(b)

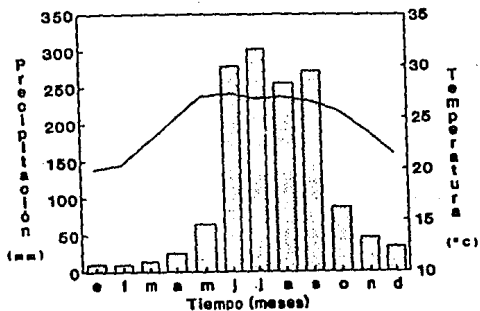


Figura 4.1. Localización (a) y Características climáticas (b) de la zona de estudio. Se presentan los datos de temperatura y precipitación para los años de 1979 a 1986.

Fuente estación climatológica de Laguna Verde.

(figura 4.2.) (Moreno-Casasola et al, 1982 , Moreno-Casasola, 1982 y Ranwell, 1972).

Se trata de un sitio con clima cálido húmedo (figura 4.1.) con lluvias en verano (Aw según la clasificación de Köppen modificada por García, 1988), y con una cierta cantidad de precipitación invernal debido a la influencia de los llamados "Nortes", que consisten en masas de aire polar que llegan hasta estas latitudes a gran velocidad y que pueden provocar perturbaciones importantes como marea alta y vientos que originan movimiento de arena (Moreno-Casasola, 1982). La temperatura máxima extrema es de 34 C, la mínima extrema de 16 , C y la media anual está entre 22 y 26 C. La precipitación anual oscila entre los 1200 y los 1500 mm (Gómez-Pompa et al, 1972).

La precipitación anual es un factor determinante en las características climáticas de la región. Alrededor del 86% de la precipitación anual se presenta durante el verano. Durante parte del otoño y el invierno son comunes los llamados "nortes" que aportan sólo entre el 5% y el 10% de la precipitación anual. El final del invierno y la primavera se caracterizan por ser una temporada muy seca por lo tanto es importante hacer referencia a épocas o temporadas ya que reflejan las características del clima cuyos efectos son determinantes en el comportamiento de las plantas (Valverde, 1992).

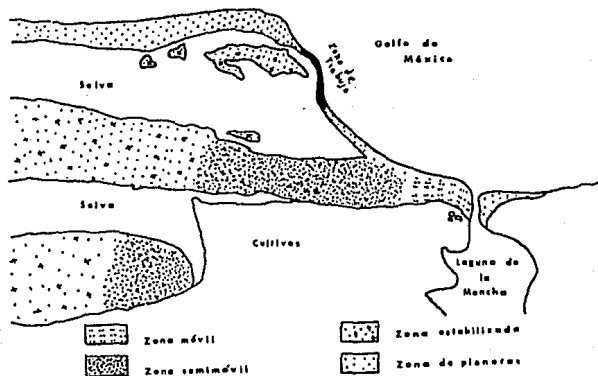


Figura 4.2. Mapa de la zona de trabajo en que se muestra el área de pioneras y la playa, las zonas móvil, semimóvil y estabilizada. La zona de pioneras y parte de la playa fue donde se llevó a cabo el presente trabajo. Tomado Moreno-Casasola, et. al. 1982.

4.2. Las especies.

Las especies que se estudiaron en el presente trabajo son, Canavalia rosea (Sw.) DC. (Leguminosae) e Ipomoea pes-caprae (L.) Roth. Br (Convolvulaceae) que son dominantes de la zona de la playa y parte de la zona de pioneras.

Canavalia rosea e Ipomoea pes-caprae son especies que presentan convergencias morfológicas y comparten el mismo habitat: ambas son plantas herbáceas perennes con tallo de hábito rastrero o estolonífero, flores color rosa oscuro con un tinte lavanda, hojas separadas del sustrato por peciolo erectos y son dominantes de las zonas de playas. Las diferencias consisten principalmente en que Ipomoea pes-caprae se encuentra mucho más cercana a la línea de marea, más expuesta al movimiento de arena o al enterramiento, a la herbivoría por insectos, presenta una alta producción de semillas, y una mayor formación de raíces adventicias. Canavalia rosea se extiende hasta la parte posterior de la playa. Prácticamente no sufre depredación por herbivoría, debido principalmente a la presencia de canavalina, sustancia tóxica para los insectos (Bleiler et al, 1988). Tiene menor producción de semillas, es más sensible al enterramiento y presenta una menor formación de raíces adventicias (Wilson, 1977; Devall, et al, 1990; Pisanty, en prep; García-Aguilar en prep).

4.2.1 Canavalia rosea

Canavalia rosea es una especie pantropical (Sauer, 1967), se distribuye a lo largo de las costas del Golfo de México y el Caribe. Es característica de comunidades pioneras de la playa e incluso puede llegar a establecerse en las primeras dunas y hondonadas del sistema. Canavalia rosea es una herbácea perenne de tallo postrado, con una raíz principal profunda. El tallo forma ramificaciones que llegan a medir hasta 10 m de longitud. La época de mayor crecimiento es en lluvias y en la época de secas en la cual se pierden la mayoría de las hojas (Castillo et al. 1991; Pisanty en prep).

Las ramas de Canavalia rosea están formadas por un conjunto de nodos y entrenodos. El número de meristemas en los nodos es limitado por lo que cesa de producir estructuras como hojas, ramas, raíces adventicias y estructuras reproductoras en algún momento. Al germinar las semillas se forma un tallo erecto que se postrará al tener unos 15 ó 20 módulos, y a partir de él se desarrollan ramas. El establecimiento y el reclutamiento de plántulas son procesos poco exitosos, de modo que la expansión depende del crecimiento vegetativo y de la capacidad de producir ramets. Los módulos jóvenes con primordios foliares en las puntas de las ramas juegan un papel en la exploración, las flores y hojas juegan un papel de explotación de micrositios

favorables y los módulos con raíces adventicias bien desarrolladas son potencialmente capaces de separarse del resto de la planta (ramets). Los módulos que permanecen en contacto con partes jóvenes y posteriores han perdido las hojas y las flores. tienen la función de transportar nutrientes, agua de la raíz principal y como estructuras de soporte de las partes jóvenes (Pisanty, 1991).

El patrón de floración de Canavalia rosea presenta un rango amplio que abarca las épocas de fin de lluvias y nortes. Los frutos maduros se encuentran en abundancia al término de la temporada de nortes. Por lo tanto, existe una mayor producción de flores, frutos y semillas en las épocas de fin de lluvias. nortes y principios de secas. Como es una especie que habita en la playa sus semillas pueden ser alcanzadas por las mareas más altas y pueden ser transportadas a largas distancias gracias a que las cubre una testa muy dura e impermeable (Castillo & Carabias, 1982).

Canavalia rosea se encuentra asociada con otras especies pioneras como Ipomoea pes-caprae, I. stolonifera, Croton punctatug, Sporobolus virginicus, Panicum amarum, y Palafoxia lindeni (Moreno-Casasola & Espejel, 1986; Castillo et al, 1991).

4.2.2. Ipomoea pes-caprae

Ipomoea pes-caprae es una especie pantropical y se distribuye a lo largo de las costas del Golfo de México y del Caribe (Moreno-Casasola, 1988). Ipomoea pes-caprae está asociada frecuentemente con las especies pioneras de playas y del primer cordón de dunas. Es la especie de playa que más cercana se encuentra a la línea de mareas. Las ramificaciones suculentas pueden llegar a medir hasta 30 metros de longitud aproximadamente. Ipomoea pes-caprae tiene una movilidad estacional pues sus largas ramas pueden llegar a la línea de marea durante la época de lluvias y en la época de nortes muchas de ellas mueren, especialmente cuando las mareas altas son frecuentes. Por esta razón a menudo se encuentran en ciertas partes de la playa de manera estacional (Platt, 1981). Ipomoea pes-caprae es considerada una formadora de dunas embrionarias o estabilizadora de playas. La exploración y explotación del medio se da a través de estolones laterales que corren sobre la arena y que pueden formar en cada nodo raíces adventicias. De esta forma se pueden cubrir amplias áreas y alcanzar una cobertura de vegetación continua (Moreno-Casasola & Espejel, 1986; Castillo et. al , 1991; Devall, 1992; García-Aguilar, en prep).

Ipomoea pes-caprae es una planta herbácea con un tallo postrado, no se identifica una raíz principal, ya que la formación de ramets es común y no son fácilmente diferenciables de los genets. Las ramas presentan dos formas características: las más jóvenes se caracterizan por ser prácticamente erectas y por presentar entrenodos muy cortos, de modo que las hojas producidas por los módulos se encuentran muy cercanas unas de otras. Las ramas postradas presentan entrenodos más largos con mayor separación entre las hojas y con formación de raíces adventicias en cada nodo. La población de módulos es dinámica, sin embargo la tasa de recambio es constante. Se observan abundante producción de raíces adventicias a través de las ramas y cuando una rama crece lo suficiente puede llegar separarse y eventualmente producir un ramet (García & Pisanty, 1991; Devall, 1992).

La floración de Ipomoea pes-caprae presenta dos picos correspondientes a las épocas de lluvias y secas. el de fructificación presenta un pico corto en las épocas de post-lluvias, y por lo tanto se presenta una mayor producción de flores y frutos en las épocas de lluvias, nortes y principios de secas. El tipo de dispersión es por semillas barócoras, que pueden ser transportadas por las mareas y permanecer viables durante seis meses en agua de mar (Carabias & Castillo, 1982; Devall & Thien, 1989).

Las especies con las que se encuentra asociada Ipomoea pes-caprae en las comunidades pioneras son Sporobolus virginicus, Sesuvium portulacastrum, Palafoxia lindeni, Ipomoea stolonifera, Croton punctatus, Amaranthus gregii, Canavalia rosea, Cyperus articulatus, Ambrosia artemisifolia y Lippia nodiflora (Moreno-Casasola & Espejel, 1986; Castillo et al, 1991).

V- Metodo.

5.1 Tiempo de muestreo y elección de la zona.

El presente trabajo se llevó a cabo de junio de 1991 a enero de 1992. El tiempo de muestreo abarcó la época de lluvias (junio, julio, agosto y septiembre) y la de Nortes (octubre, noviembre, diciembre y enero) (ver figura 5.1.). Se sabe que estas son las épocas de mayor formación de las raíces adventicias en las dos especies (García-Aguilar, en prep; Pisanty en prep). Las visitas se efectuaron cada 21 días en promedio y se registró tanto la formación de las raíces adventicias como su sobrevivencia. La elección de los individuos se realizó en la zona donde termina del cordón de dunas angostas y la parte anterior de la playa.

5.2. Criterio de elección de los individuos.

El criterio de elección para las ramas de los tratamientos múltiples, tratamientos unitarios y las ramas testigo se basó en los siguientes aspectos: Se definieron "individuos fisiológicos" para Canavalia rosea, entendidos como todas las ramas que surgen a partir de un sistema radicular principal identificable. Para el caso de Ipomoea pes-caprae el "individuo fisiológico" se caracterizó a partir del punto de enterramiento de la rama elegida ya que la identificación de los genets o ramets es poco clara debido

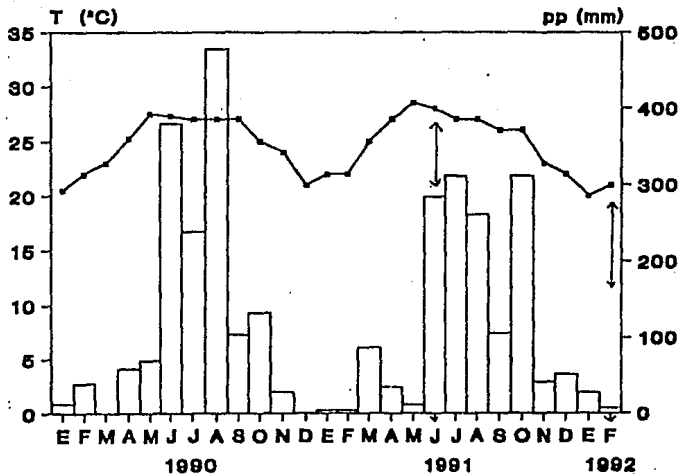


Figura 5.1. Temperatura media mensual y precipitación mensual para datos de la estación climatológica de El Morro de la Mancha. Las flechas señalan los meses que duró el estudio.

al enterramiento. Los individuos fisiológicos o radiculares se eligieron al azar en base a las ramas. Una vez elegida una rama se le evaluó partiendo de las siguientes características: a) las ramas deben ser sanas y tener un alto número de estructuras fotosintéticas activas, b) debían ser suficientemente largas para que en una rama se pudieran aplicar los tres tratamientos con sus repeticiones y c) de preferencia con dirección hacia el mar (sureste), ya que según estudios previos son éstas las que tienen mayores probabilidades de sobrevivencia (García, 1991; Pisanty, 1991). Este sesgo en la elección fue necesario a fin de garantizar una cierta sobrevivencia de las ramas durante el período de estudio.

Una vez elegidos los diez individuos radiculares por especie y una rama por cada uno de ellos, se numeraron los módulos de cada rama, con el objetivo de identificarlos a lo largo de los muestreos

5.3. Tratamientos múltiples

Los tratamientos múltiples consistieron en aplicar a cada una de las ramas tres repeticiones por tratamiento (humedad, nutrientes y enterramiento) incluyendo a los módulos testigos. Se siguió la formación de raíces adventicias para cada uno de los tratamientos experimentales y se ponderó la

producción estacional o grupos de respuestas en función de las épocas de muestreo.

5.4. Aplicación de los tratamientos experimentales

Los módulos que fueron sometidos a las condiciones experimentales se eligieron por números al azar. Una vez hecho esto, se les asignó aleatoriamente alguna de las condiciones experimentales: nutrientes, enterramiento, humedad o testigos.

5.4.1 Tratamiento de humedad.

Se utilizaron tubos de PVC, de 50 cm de largo y de 7.5 cm de diámetro. En uno de sus extremos se colocó una tapa de unisel de 2.5 cm de grueso, perforada finamente, con el objeto de que el agua no drenara libremente. El tubo se llenó con arena, se saturó con agua, y se enterró debajo del módulo correspondiente. Se aseguró que el módulo quedara en contacto con el tratamiento, sujetándolo al tubo con un hilo de nylon. De esta manera, se estableció una diferencia entre el contenido de humedad del tubo y el medio circundante. El tubo se mantuvo permanentemente húmedo, regándolo a saturación cada tercer día durante el tiempo de observación.

5.4.2. Tratamiento de nutrientes.

Se utilizó el mismo tipo de tubo que en el tratamiento anterior, solo que en uno de sus extremos se colocó una base de tela de organdí para que el agua drenara sin permitir la salida de arena. El tubo fue llenado con arena, y a 10 cm del extremo superior fue colocada una bolsa de tela de organdí que contenía 30g de fertilizante orgánico (Composta); posteriormente se cubrió de arena hasta la superficie y se humedeció la arena. El tubo se enterró debajo del módulo de la misma forma que en el tratamiento de humedad. Cabe recalcar que estos tubos no fueron regados. De esta manera se estableció un gradiente de nutrientes entre el tubo y el medio circundante.

5.4.3. Tratamiento de enterramiento.

Se utilizaron medias de nylon llenas de arena, que fueron colocadas sobre los módulos correspondientes para simular un ambiente de enterramiento constante. La arena fue tomada del ambiente circundante de la rama con la que se estaba trabajando.

5.4.4. Módulos testigos.

De la misma manera en que se asignó el tratamiento a módulos específicos se marcaron módulos testigos a los cuales no se aplicó ningún tratamiento.

5.5. Los tratamientos unitarios.

Se eligieron quince ramas por especie, con las salvedades enumeradas anteriormente, asignando los tratamientos de la manera siguiente: cinco con nutrientes, cinco con humedad y cinco con enterramiento. En cada una de las ramas se aplicó el tratamiento correspondiente en uno solo de los módulos (elegidos al azar) y se consideró a los restantes como testigos. A diferencia de los tratamientos múltiples en este experimento se pretende seguir la producción de raíces adventicias y reconocer si la aplicación de cualquier tratamiento en un módulo específico afecta la producción de raíces en los módulos adyacentes o si la respuesta es local y cada módulo responde individualmente.

5.6. Ramas testigo.

Se eligieron diez ramas por especie, las que no se aplicó ningún tratamiento. Se observó la producción de raíces adventicias en cada una de estas ramas con el objetivo de

comparar la formación no manipulada con la experimental en particular con las ramas de los tratamientos unitarios.

5.7. Sobrevivencia

Se realizó un seguimiento de la sobrevivencia de las raíces adventicias por tratamiento incluyendo a los módulos marcados como testigos. La sobrevivencia de las raíces adventicias sólo se analizó en las ramas con varios tratamientos o tratamientos múltiples, y no en las que fungieron como testigos. El análisis de la sobrevivencia permitió evaluar qué condiciones confieren mayores posibilidades de permanencia y eventualmente de establecimiento. Lo anterior resulta de suma importancia, ya que el establecimiento de una raíz adventicia es determinante para la formación de un ramet.

5.8. Establecimiento de los Gradientes

5.8.1. Humedad.

Al término de las observaciones se realizaron mediciones del porcentaje de humedad de la arena dentro de los tubos con este tratamiento y del medio circundante a la rama, con el objeto de confirmar que se estableció un gradiente entre la arena de los tubos y su alrededor. Las muestras de arena fueron tomadas hasta los 15 cm de profundidad,

posteriormente fueron pesadas en húmedo, secadas en un horno a 100 C por 48 horas y pesadas en seco para obtener el porcentaje de humedad.

5.8.2. Nutrientes

Al final del experimento se tomaron 10 muestras al azar de los tubos del tratamiento de nutrientes por especie y otras 10 muestras del ambiente circundante de las ramas con los tratamientos también por especie. Se realizó un análisis químico, con el objetivo de asegurar que el fertilizante orgánico formó el gradiente entre los tubos con nutrientes y el medio. El análisis caracterizó el contenido de nitrógeno (nítrico y amoniacal), fósforo (medio alcalino y fijado) y potasio fijado en partes por millón (ppm), materia orgánica (%), salinidad (mmhos/cm) y pH.

Los suelos fueron analizados en Cultivos y Suelos S.A y las técnicas utilizadas para analizar cada uno de los factores edáficos fueron:

-Nitrógeno nítrico: Técnica de brucina o difemilanaína.

-Fósforo: Técnica de fosfomolibdato.

-Potasio: Técnica de cobalto nítrico.

- Calcio: Técnica de oxalato de sodio.
- Sodio: Técnica de acetato de uranilo y zinc.
- pH: Solución suelo:agua (relación 1:1), determinación con potenciómetro.
- Concentración de sales: Solución suelo:agua (relación 1:2), determinación con conductímetro.
- Materia orgánica: Método de Walkley-Black o gaviométrico.

No fue posible determinar el comportamiento en el tiempo del gradiente de humedad y ni del de nutrientes pues la toma de muestras de los tubos para los dos tratamientos implicaba una pérdida no cuantificable de nutrientes y daño a las raíces que se hubieran formado. Por lo anterior solo fue posible obtener una muestra terminal tanto de nutrientes como de humedad para evaluar el gradiente.

5.9. Análisis estadísticos.

En análisis de los resultados para la producción y establecimiento de raíces adventicias se realizó con pruebas de proporciones. El tipo de variable medida es nominal (presencia/ausencia) asociada a cada modalidad de la variable. Para los tratamientos múltiples, entre los

tratamientos unitarios y la producción estacional se aplicó la prueba de X^2 (ji cuadrada) para la comparación de proporciones provenientes de varias muestras independientes (Fleiss, 1981) y para las comparaciones interespecíficas se aplicó la prueba de z para dos proporciones (Zar, 1984).

Las curvas de sobrevivencia se compararon a través del análisis de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986) que consiste en una prueba de X^2 (ji cuadrada). Las comparaciones entre las curvas de sobrevivencia del tratamiento se realizaron independientemente, entre las curvas de sobrevivencia y entre las cohortes. A fin de comparar las curvas de sobrevivencia obtenidas para cada tratamiento se ajustó un modelo lineal en que se consideró a la especie, al tratamiento, y la sobrevivencia como variables categóricas y al tiempo como variable continua. Los datos de los gradientes de humedad y de nutrientes fueron analizados aplicando una prueba de t utilizando el paquete estadístico Statgraphics para microcomputadoras PC-IBM.

VI. Resultados

6.1. Gradientes.

6.1.1 Humedad.

En la tabla 1 se muestra las diferencias para Ipomoea pes-caprae y Canavalia rosea las diferencias entre los tubos con tratamientos de humedad y las muestras testigo. Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de humedad ($p < 0.05$) para las dos especies. Los análisis muestran que se formó un gradiente entre los tubos con tratamiento de humedad y el medio circundante. Para los dos tipos de comparaciones se aplicó la prueba de t (se utilizó el paquete estadístico Statgraphis para microcomputadoras PC-IBM).

6.1.2. Nutrientes.

En la tabla 2 se resumen los datos del análisis químico. Los resultados indican que para fósforo fijado, potasio, pH, nitrógeno nítrico, amoniacal y total no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los testigos y la arena de los tubos con nutrientes. Por el contrario, se establece un gradiente claro para fósforo alcalino y materia orgánica. Se debe tomar en cuenta que las muestras fueron tomadas prácticamente al final del experimento cuando

Especie	— humedad $\bar{x} \pm d.s.X$	— testigo $\bar{x} \pm d.s.X$	Nivel de significancia	Diferencias
Canavalia rosea	96.4 \pm 5.1%	84.5 \pm 2.3%	0.00006	si
Iponoea peb-casrae	92.4 \pm 2.2%	85.5 \pm 3.4%	0.02507	si

Tabla 1. Resultados de las pruebas del porcentaje de humedad para las dos especies (prueba de $t < = 0.05$).

Compuesto	— Nutrientes $\bar{x} \pm s.d$ (ppm)	— Testigo $\bar{x} \pm s.d$ (ppm)	Nivel de significancia	Diferencias
Nitrógeno nitrico	8.6 \pm 3.2	6.8 \pm 2.8	0.40	no
Nitrógeno amoniacoal	60.1 \pm 4.9	57.1 \pm 3.4	0.653	no
Nitrógeno total	68.1 \pm 5.5	64.6 \pm 4.9	0.36	no
Fijación del fosforo	6.24 \pm 6.9	4.6 \pm 2.9	0.79	no
Potasio	97.2 \pm 2.5	98.3 \pm 23.9	0.39	no
pH(1:1)	8.7 \pm 0.5	8.3 \pm 0.4	0.4	no
Materia orgánica %	0.8 \pm 0.3	0.47 \pm 0.1	0.014	si
Fijación del potasio	97.2 \pm 27.5	98.3 \pm 23.9	0.39	no
Fosfato alcalino	12.83 \pm 4.2	5.5 \pm 1	0.0005	si

Tabla 2. Resultados de los análisis de nutrientes (prueba de $t < = 0.05$).

posiblemente la mayoría de los nutrientes ya se habían perdido por lixiviación o por asimilación de las raíces adventicias en el caso de haberse formado éstas. Se aplicó una prueba de t para el análisis del nutrientes.

6.2. Tratamientos múltiples y diferencias estacionales.

6.2.1. Canavalia rosea.

En la tabla 3 se muestra que la producción de raíces adventicias de Canavalia rosea bajo el tratamiento de enterramiento fue significativamente mayor ($p < 0.05$) que con los otros tratamientos. Entre los tratamientos de humedad y de nutrientes no se encontraron diferencias en la producción de raíces adventicias ($p < 0.05$) y en los módulos testigo la formación de raíces adventicias fue significativamente menor que bajo cualquiera de las otras condiciones experimentales. En suma encontramos tres grupos de respuesta a la producción de raíces adventicias: enterramiento > humedad y nutrientes > testigo (fig. 1a).

Como se observa en la tabla 4, para Canavalia rosea las diferencias estacionales entre los meses de muestreo en la producción de raíces adventicias solo fueron significativas ($p < 0.05$) en el tratamiento de enterramiento. En los tratamientos de nutrientes, humedad y testigo no se presentaron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los

Tratamientos	Total Muestra	Proporcion Presencia (p)	χ^2 dif
Testigo	141	0.007	*
Humedad	141	0.177	*
Nutrientes	141	0.255	*
Enterramiento	141	0.702	*

Tabla 3. Producción de raíces adventicias en ramas con tratamientos múltiples para *Camivalia rosea*. Los asteriscos que se encuentran en la misma columna indican que no hay diferencias entre los tratamientos ($\alpha = 0.05$). La p indica proporción observada.

Tratamiento	χ^2 calculada	Diferencias
nutrientes	10.08	no
enterramiento	11.87	si
humedad	10.59	no
testigo	6.63	no

Tabla 4. Diferencias en la producción de raíces entre los meses de observación para *Camivalia rosea* ($\alpha = 0.05$).

Tratamientos Múltiples Canavalia rosea

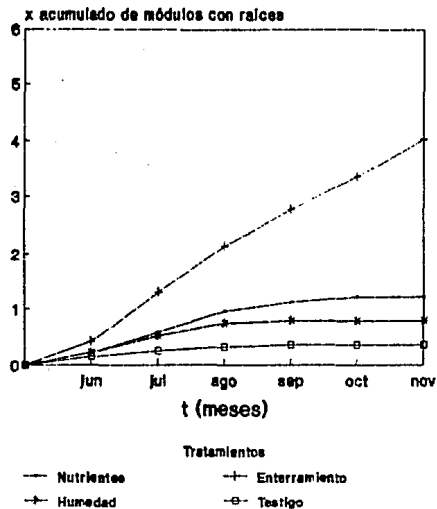


Figura 1 a

Tratamientos Múltiples Ipomoea pes-caprae

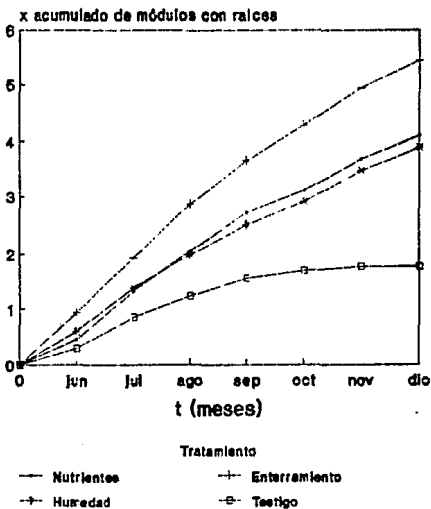


Figura 1 b.

Figura 1 a y b. Promedio acumulado de la formación de raíces adventicias. 47

meses de muestreo en la producción de raíces adventicias. En el tratamiento de enterramiento se distinguen claramente dos grupos de respuesta en la producción mensual: 1) julio y agosto y 2) junio, septiembre, octubre y noviembre.

6.2.3. Ipomoea pes-caprae

Como se observa en la tabla 5 para Ipomoea pes-caprae la producción de raíces adventicias bajo el tratamiento de enterramiento fue significativamente mayor ($p < 0.05$) que en los otros tratamientos. Entre humedad y nutrientes no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) y para los módulos testigo la formación de raíces adventicias fue significativamente menor que bajo las condiciones experimentales. Por lo tanto encontramos los siguientes grupos de respuesta en la formación de estas raíces: enterramiento > humedad y nutrientes > testigo (figura 1b).

En la tabla 6 se resumen los resultados de las diferencias estacionales para Ipomoea pes-caprae. Las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los meses de muestreo en la producción de raíces adventicias se presentaron en los tratamientos de nutrientes, de enterramiento y en los testigos. En el tratamiento de humedad no se presentaron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los meses de muestreo. Para el tratamiento de nutrientes encontramos dos grupos de meses, entre los cuales hay diferencias en la

Tratamiento	Total Muestra	Presencia (p)	χ^2 dif
Testigo	162	0.283	*
Humedad	162	0.549	*
Nutrientes	162	0.598	*
Enterramiento	162	0.790	*

Tabla 5. Producción de raíces adventicias en ramas con tratamientos múltiples para *Ipomoea pes-caprae*. Los asteriscos que se encuentran en la misma columna indican que no hay diferencias entre los tratamientos. La p indica proporción observada (<0.05).

Tratamiento	χ^2 calculada	Diferencias
Nutrientes	13.58	si
Enterramiento	19.77	si
Humedad	18.38	no
Testigo	28.23	si

Tabla 6. Diferencias estacionales en la producción de raíces entre los meses de observación para *Ipomoea pes-caprae* (<0.05).

producción de raíces adventicias: a) julio, agosto, y septiembre, b) junio, octubre, noviembre y diciembre. Para el tratamiento de enterramiento encontramos dos grupos de meses en los cuales también hay diferencias en la formación de raíces: 1) junio, julio, agosto y septiembre, 2) octubre, noviembre y diciembre. Para los testigos encontramos los mismos grupos que se formaron en el tratamiento de enterramiento. Para el tratamiento de humedad no hubo diferencias entre los meses de muestreo ($p > 0.05$), sin embargo la significancia es relativamente menor al valor de las tablas ($x^2_{cal} = 10.30$, $x^2_{tab} = 12.59$).

6.3. Comparaciones interespecíficas y formación de ramets

En la tabla 7 se muestran las diferencias significativas entre Canavalia rosea e Ipomoea pes-caprae ($p < 0.05$) en los tratamientos de nutrientes, enterramiento y testigo. En el tratamiento de enterramiento encontramos que no hay diferencias ($p > 0.05$) entre las dos especies

La tabla 8 resume la formación de ramets en condiciones de tratamientos múltiples. Todos los ramets se formaron partir de condiciones de enterramiento. En Canavalia rosea la formación de ramets se llevó a cabo a partir de los tratamientos de enterramiento. El número de ramets formados fue de cuatro en el mes de octubre. En el caso de Ipomoea

Tratamiento	Especie		Zoa1	Diferencias
	Canavalia rosea (p)	Ipomoea pes-caprae (p)		
Nutrientes	0.255	0.598	6.12	si
Enterramiento	0.782	0.790	1.76	no
Humedad	0.177	0.549	6.76	si
Testigo	0.078	0.283	5.12	si

Tabla 7. Comparaciones interespecificas. La p indica la proporción observada ($X < 0.05$).

Especie	Canavalia rosea		Ipomoea pes-caprae	
	Tratamiento	# de Ramets	Tratamiento	# de Ramets
Tratamientos Múltiples	Enterramiento	4	Nutrientes	3
Tratamientos Unitarios	Enterramiento	2	Nutrientes	3

Tabla 8. Formación de ramets para las dos especies en los tratamientos múltiples y unitarios.

pes-caprae la formación de ramets se llevó a cabo en los tratamientos de nutrientes y el número formado fué de tres en el mes de octubre.

6.4. Tratamientos Unitarios.

6.4.1 Canavalia rosea

En la tabla 9 se resume la formación de raíces adventicias en los módulos por rama de los tratamientos unitarios, que fue de la siguiente manera: en uno de cinco de los módulos con nutrientes, cuatro de cinco de las tratados con humedad y los cinco con enterramiento . En los módulos restantes, que fungieron como testigos, se siguió la producción de las raíces adventicias y se encontró que no hay diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los tratamientos i.e, las ramas se comportaron equivalentemente, independientemente del tratamiento aplicado a uno de sus módulos. No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las ramas testigo y las ramas de los tratamientos unitarios (ver tabla 10) en la producción de raíces adventicias. Sin embargo, los 2 únicos ramets producidos se formaron a partir de los tratamientos de enterramiento (ver tabla 8).

Especie	Tratamiento	X de raíces
Canavalia rosea	Nutrientes	28%
	Humedad	80%
	Enterramiento	100%
Ipomoea pes-caprae	Nutrientes	100%
	Humedad	60%
	Enterramiento	100%

Tabla 9. Formación de raíces adventicias en ramas con tratamientos unitarios tanto para Canavalia rosea como para Ipomoea pes-caprae.

Tratamiento	Unitarios(p)	Testigo(p)	Z calculada	Diferencias
Nutrientes	0.042	0.038	0.32	no
Enterramiento	0.052		1.89	no
Humedad	0.033		0.947	no

Tabla 10. Comparaciones entre las ramas de los tratamientos unitarios y ramas testigo para Canavalia rosea. La p indica proporción observada (≤ 0.05).

Tratamiento	Unitarios(p)	Testigo(p)	Z calculada	Diferencias
Nutrientes	0.37	0.42	0.32	no
Enterramiento	0.41		0.33	no
Humedad	0.40		0.62	no

Tabla 11. Comparaciones entre las ramas de los tratamientos unitarios y ramas testigo para Ipomoea pes-caprae. La p indica proporción observada (≤ 0.05).

6.4.2. Ipomoea pes-caprae

Como se muestra en la tabla 9 la formación de raíces adventicias en los módulos correspondientes a los siguientes tratamientos unitarios fue el siguiente: los cinco fertilizados, tres de cinco de los regados a saturación y los cinco que se enterraron. No hubo diferencias en los módulos testigos entre los diferentes tratamientos ($p > 0.05$). Entre las ramas testigo y las ramas de los tratamientos unitarios no se encontraron diferencias significativas (ver tabla 11) en la formación de raíces. Tres ramas se formaron a partir de los tratamientos de nutrientes (ver tabla 8).

6.4.3 Comparaciones Interspecificas.

No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los módulos testigos de las ramas de los tratamientos unitarios y las ramas testigo de Canavalia rosea e Ipomoea pes-caprae.

6.5. Sobrevivencia.

La formación de raíces adventicias se produjo en todos los tratamientos durante los dos primeros meses, de modo que se reconocen la cohorte de junio y la cohorte de julio. La sobrevivencia fue analizada solo para el tratamiento de enterramiento porque para los otros los datos para la

Curvas de Supervivencia
Canavalia rosea
 Enterramiento

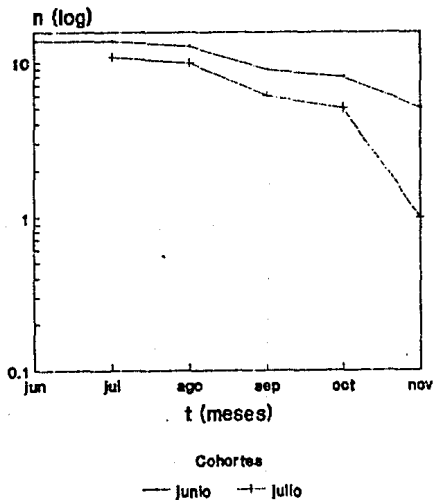


Figura 2 a

Curvas de Supervivencia
Ipomoea pes-caprae
 Enterramiento

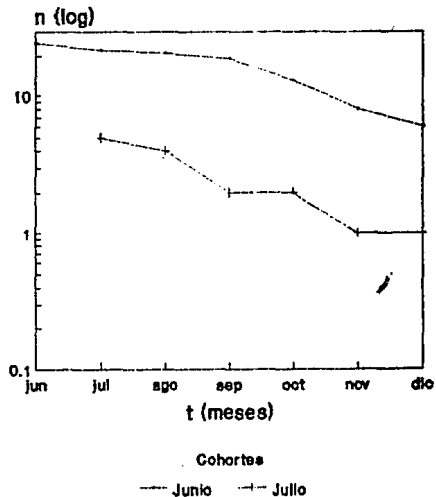


figura 2 b.

Figura 2a y b. Curvas de supervivencia.

sobrevivencia presentan frecuencias muy bajas o de cero que imposibilita un análisis estadístico.

Los resultados indican que existen diferencias significativas ($p < 0.05$) solamente entre las cohortes de junio y julio para Ipomoea pes-caprae (figura 2b). No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las curvas sobrevivencia de junio y julio para Canavalia rosea e Ipomoea pes-caprae. No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) para las cohortes de Canavalia rosea (figura 2a).

VII. Conclusiones y Discusión.

Los aspectos más relevantes de los experimentos y las observaciones efectuadas durante seis meses con Canavalia rosea e Ipomoea pes-caprae se detallan a continuación.

7.1. Canavalia rosea.

El tratamiento de enterramiento induce la formación de raíces adventicias. Bajo estas condiciones, se manifiesta una estacionalidad en la producción de raíces y además se incrementa el establecimiento de ramets. Sin embargo, los tratamientos de nutrientes y humedad inducen la formación de raíces adventicias con una respuesta equivalente entre éstos y significativamente menor en comparación al enterramiento.

La aplicación de un tratamiento en un módulo no afecta la producción de raíces adventicias en los módulos vecinos, como se pudo observar por el comportamiento de los testigos. En cuanto a la sobrevivencia, el enterramiento es el único tratamiento que presenta una alta tasa de formación y establecimiento de raíces adventicias. Para el tratamiento de enterramiento las raíces experimentan la misma tasa de mortalidad entre las cohortes durante el período de observación.

7.2. Ipomoea pes-caprae.

El tratamiento de enterramiento induce la producción de raíces adventicias. Los tratamientos de humedad y nutrientes también promueven la formación de raíces solo que en menor proporción. La estacionalidad en la producción se presentó en los tratamientos de nutrientes, enterramiento y testigos. La formación de ramets se originó de los tratamientos de nutrientes. La aplicación de un tratamiento en un módulo no afecta la producción de raíces adventicias en los módulos vecinos. El enterramiento es el único tratamiento que permitió la permanencia y el establecimiento de las raíces adventicias durante el experimento.

7.3. Comparaciones interespecíficas.

Canavalia rosea e Ipomoea pes-caprae ocupan rangos de distribución semejantes en las dunas costeras. En particular, coexisten en la playa y en las dunas frontales. La forma de crecimiento de ambas especies es sumamente semejante, de modo que se puede suponer que diferencias pequeñas llegan a posibilitar esta coexistencia.

Un aspecto relevante de la comparación en la producción de raíces adventicias es que no hay diferencias significativas entre ambas especies bajo condiciones de enterramiento. Por el contrario, bajo el tratamiento de nutrientes y el de

humedad, así como para los testigos, si se observan diferencias en la producción de estas estructuras.

Ipomoea pre-caprae presenta un patrón de producción de raíces adventicias caracterizado por su estacionalidad. Durante los meses de junio, julio, agosto y septiembre se observa una mayor producción de raíces que en el resto del período de muestreo. Por el contrario, el número de raíces adventicias producidas en condiciones naturales por Canavalia rosea en este período es semejante en todos los meses. Para esta especie sí se observa una diferencia en las condiciones de riqueza de nutrientes entre los meses de muestreo, siendo mayor el número de raíces producidas durante julio y agosto.

7.4 Discusión

Canavalia rosea e Ipomoea pes-caprae tienen el mismo hábito de crecimiento. Ambas especies forman largas ramas postradas que se distribuyen espacialmente sobre el sustrato arenoso e inestable de las playas y las laderas de las dunas frontales. Sin embargo, a pesar de esta aparente semejanza, presentan características en su forma de explorar y ocupar el espacio que permiten diferenciarlas y que probablemente sean responsables, al menos en gran medida, del hecho de coexistan tan estrechamente en la playa.

La producción de raíces adventicias es una característica muy importante entre las especies capaces de clonar (Barlow, 1986; Lovell & Lovell, 1985) . Un ramet no puede establecerse si no ha habido formación y establecimiento de este tipo de estructuras. De ahí que las características de este proceso sean relevantes para el estudio de las historias de vida de estas dos pioneras.

En los sistemas de dunas costeras, la movilidad del sustrato y el impacto de los vientos causan que las especies rastreras y las de baja estatura queden enterradas con frecuencia. Algunas especies características de estos ambientes toleran la acresión de arena al grado de poder quedar sepultadas y alcanzar a producir nuevos brotes que colonicen la nueva superficie formada por la acumulación de arena.

La presencia de raíces adventicias que "protejan" a un genet de eventualidades impredecibles parece ser una de las razones del éxito de Ipomoea pes-caprae. La formación de un sistema radicular adventicio por módulo es frecuente en las ramas de Ipomoea pes-caprae. Por ejemplo, durante la época de lluvias prácticamente cada módulo de la parte activa de las ramas produce una raíz adventicia (García Aguiar, com pers). Adicionalmente, algunas condiciones estimulan el incremento en la producción de las raíces adventicias, como

es el caso del enterramiento, y en medida significativamente menor, la presencia de nutrientes y humedad.

En *Ipomoea pes-caprae* la respuesta de los módulos a condiciones microambientales juega el papel más importante en el establecimiento que en la formación de las raíces adventicias. Esta capacidad de respuesta, tanto a nivel de formación de raíces como, sobre todo, de su sobrevivencia y establecimiento, permiten a esta especie detectar microambientes propicios para el establecimiento de ramets. También le permiten, y esto es muy importante, contar con partes capaces de llevar una vida independiente de la planta parental en caso de que por una causa haya una fractura que rompa la interconexión fisiológica entre un grupo de módulos.

Por su parte, *Canavalia rosea* no presenta una regularidad en la producción de raíces adventicias (Pisanty, 1991), pero sí se caracteriza por una rápida respuesta a las condiciones microambientales que inducen la formación de estas estructuras. Así, se observó la producción de raíces casi en el 100 % de los módulos sometidos a enterramiento, así como una respuesta menor pero significativa a la presencia de nutrientes y de humedad. La presencia de raíces adventicias puede determinar la sobrevivencia o la muerte de un genet, sobre todo en especies que, como ésta, no toleran una alta acreción de arena. Las condiciones microambientales juegan

un papel fundamental en la respuesta de los módulos para la formación y establecimiento de las raíces adventicias y eventualmente en la producción de ramets. Si bien la formación de ramets es baja en esta especie, éstos suelen ser exitosos una vez producidos (Pisanty, op. cit.).

El enterramiento como resultado de la movilidad del sustrato determina la distribución y el establecimiento de las especies vegetales en la dunas costeras (Hope-Simpson & Jefferies, 1966; Disraeli, 1984; Moreno-Casasola, 1986). Sin embargo por sí sólo el enterramiento es un fenómeno con múltiples variables. En el caso del presente trabajo sólo se puede afirmar que el enterramiento estimula la formación de raíces adventicias pero no podemos explicar el mecanismo o el proceso en la formación de estas estructuras. Marshall (1965) argumenta que el crecimiento de Corynephorus canescens y Ammophila arenaria depende la formación de raíces adventicias y la presencia de humedad. Sin embargo el vigor en el desarrollo de estas especies se relaciona con la acresión de arena o el enterramiento ya que la acumulación de arena es un factor físico que permite la retención de humedad. Además amortigua los cambios de temperatura (Bannister, 1976), la concentración de nutrientes y posiblemente la formación de ambientes anaerobios.

En este trabajo un resultado que apoya la idea anterior es que en Ipomoea pes-caprae la formación de ramets se origina en los tratamientos de nutrientes a pesar que en los tratamientos de enterramiento se observó una alta respuesta en la producción de las raíces adventicias. Es posible que para esta especie la disponibilidad de nutrientes y no la acresión de arena y el enterramiento sea el factor que permita el establecimiento de las raíces y la formación de ramets . En suma el enterramiento es posiblemente un prerrequisito que permite a otras condiciones ejercer su influencia en el proceso de formación de las raíces adventicias.

El tipo de condiciones durante el enterramiento son distintas durante a las que se dan cuando los módulos están expuestos. El aire bajo la arena tiene una composición diferente a la que se encuentra en la atmósfera, variando principalmente el balance entre el carbono y el oxígeno (Bannister, 1976). Los estudios de ambientes anaerobios se concentran principalmente en zonas inundables en donde las concentraciones de oxígeno son bajas, lo que permite la producción de etileno que en algunos casos estimula la formación de raíces laterales o adventicias (Smith & Rusell, 1969; Drew, et.al, 1979; Feldman, 1984; Jarvis, 1986; Voeselek et. al., 1988; Voeselek & Blom, 1989; Laan, et. al. 1989). Por la naturaleza del mismo enterramiento se puede predecir la formación de un medio anaerobio con la posible

producción de etileno que estimule la formación de raíces adventicias. Por lo tanto, es posible proponer una serie de estudios que se enfoquen al análisis del mecanismo o las posibles variables que por si mismo el enterramiento involucra en la formación de raíces adventicias.

Es importante que los estudios ecológicos tomen en cuenta los procesos aquí estudiados cuenta tanto a nivel de historias de vida como de la dinámica de la vegetación. La clonalidad como forma de explotación y colonización del medio, la conducta de forrajeo de ambientes heterogéneos, la elección de sitios seguros, la integración fisiológica de un genet y su capacidad potencial para formar ramets son procesos que han sido estudiados en las dos últimas décadas y actualmente permiten un enfoque alternativo o complementario a los estudios poblacionales o sinecológicos.

VIII. Literatura citada.

- Abul-Fatih, H.A. & Bazzaz, F.A. 1980. The Biology of Ambrosia trifida L. IV . Demography of plants and leaves. New Phytologist. 84: 107-111.
- Ashmun, J.W & Pitelka, L.F. 1985. Population biology of Clintonia borealis II Survival and growth of transplanted ramets in diferents enviroments. Journal of Ecology 73: 185-198.
- Bannister, P. 1976. Introduction to Physiological Plant Ecology. Blackwell Scientific Publication. Oxford. 273 pp.
- Barbour, M.G, Jong, T.M & Johnson, A . 1976. Synecology of beach vegetation along the Pacific Coast of the United State of America: a First Aproximation. Journal of Biogeography, 3, 55-69.
- Barbour, M.G, Jong, T.M & Pavlick, B. 1985. Marine beach and dune plant communitis. En Chabot, B and Mooney, H. (Eds). Physiologycal Plant Ecology of North American Plant Communitis. Chapman and Hall E.U.A.
- Barlow, P.W. 1986. Adventitious roots of whole plants: Their forms, fuctions and evolution. En: Jackson B.M. Martinus Nijhoff (eds). New Root Formation in Plants and Cutting. pp 67-110.
- Bartlett, N.K and Noble, J.C. 1985. The Population Biology of Plants with Clonal Growth. III Analysis of tiller mortality in Carex arenaria. Journal of Ecology 73: 1-10.
- Bazzaz, F.A. and Harper, J.L. 1985. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytologist 78: 193-208.
- Bell, A.D. 1976. Computerized vegetative mobility in rizomatous plants. In A. Lindermayer & G. Rozenberg (Eds), Automata, Languages and Developmen: 3-14 Amsterdam: North-Holland.
- Briton, J.C. y Morton, B.C. 1989. Shore Ecology of the Gulf of Mexico. University of Texas Press, Austin. 387 pp.
- Bell, A.D. 1984. Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. En Dirzo & Sarukhan, J. (eds). Perspectives on Plant Population Ecology. E.U.A pp 48-65.
- Bell, A.D. 1991. Plant form: an illustrated giude to florweing plant morphology. Oxford Gran Bretaña. University Press.

- Bleiler, J.A. Rosenthal, G.A. & Janzen, H.D. 1988. Biochemical ecology of canavanine-eating seed predators. *Ecology* 69(2): 427-433.
- Callaghan, T.V. 1984. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge Uncinia meridensis. *Journal of Ecology* 72:529-546.
- Callaghan, T.V. 1987. Physiological and demographic implications of modular modular constructions in cold environments. En *Plant Population Ecology, The 28 the Symposium of British Ecological Society*. (Eds) Day, A.J. and Hutchings, A.R. pp 111-135.
- Cannon, A.W. 1949. A tentative classification of root systems. *Ecology* 30(4):542-548.
- Caraco, T & Kelly, C.K. 1991. On the adaptative value of physiological integration in clonal plants. *Ecology* 72(1) :81-93.
- Castillo, S & Carabias J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biótica* 7(4): 551-568.
- Castillo, S. Popma, J & Moreno-Casasola, P. 1991. Coastal sand dune vegetatio of Tabasco and Campeche, Mexico. *Journal of Vegetatio Science* 2: 73-88.
- Chapman, V.J. 1976. *Coastal Vegetation*. Pergamon Press. New York. 292 pp.
- Cook, R.E. 1983. Clonal plant population. *American Scientist* 71: 244-253.
- Cook, R.E. 1985. Growth and Development in Clonal Plant Populations. En Jackson J.B.C, Buss, L.W, and Cook, R.E (Editores). *The Population Biology and Evolution of Clonal Organims*. Yale University Press. pp 259-269.
- Deans, D.J. 1979. Fluctuations of the soil environment and fine root growth in a young sitka spruce plantation. *Plant and Soil* 52: 195-208.
- de Kroon, H & van Groenendael, J. 1990. Regulation and funtion of clonal growth in plants: an evaluation. En: Van Groenendael y H de Kroon (Eds). *Clonal Growth in Plants: regulation and function*. S.P.B. Academic Publishing the Hague the Netherlands. pp 177-186.
- de kroon, H & Knops, J. 1990. Habitat exploitation through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos* 59: 39-49.

de Kroon, H & Schieving F. 1990. Resource partitioning to clonal growth in relation to clonal growth strategy. En: Van Groenendael, J and H de Kroon. Clonal and Growth in Plants: regulation and function. S.P.B. Academic Publishing the Hague. pp 113-130.

de Kroon, H & Schieving, F. 1991. Resource allocation patterns as a function of a clonal plants Brachypodium pinnatum and Carex flacca Journal of Ecology 79: 519-530.

Devall, S.M & Thien, B.L. 1989. Factors influencing the reproductive success of Ipomoea pes-caprae (Convolvulaceae) around the Gulf of México. American Journal of Botany 76(2): 1821-1831.

Devall, S.M, Thien, B.L & Platt, W. 1990. the Ecology of Ipomoea pes-caprae, a pantropical strand plant. Proceedings of the Canadian Symposium on Coastal Sand Dunes. pp 231-249.

Devall, S.M. 1992. The Biological Flora of Dunes and Wetlands. 2. Ipomoea pes-caprae. (L) Roth. Journal of Coastal Research 8 (2): 442-456.

Disraeli, D.J. 1984. The effect of sand deposits on the growth and morphology of Ammophila breviligulata. Journal of Ecology 72: 145-154.

Dittmer, H.J. 1959. A Study of the root systems of certain sand dune plants in New Mexico. Ecology 40 (2):265-273.

Drew, M.C. 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium of the growth of the seminal root systems, and the shoot in barley. New Phytologist 75: 479-490.

Drew, M.C, Jackson, M.B. & Giffard E.T. 1979. Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air space (aerenchyma) in roots may be adaptative responses to flooding in Zea mays. Planta 147: 83-88.

Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. Rev. Aq. Sci. 2(3-4): 437-480.

Evans, P.J. 1988. Nitrogen translocation in a clonal dune perennial, Hydrocotyle bonariensis. Oecologia 77: 64-68.

Evans, P.J. 1991. The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial, Hydrocotyle bonariensis. Oecologia 86:275-286.

Feldman, L.J. 1984. Regulation of root development. Ann. Rev. Plant. Physiologi. 35:223-242.

Fitter, A.H. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist* 106 (suppl): 61-67.

Fitter, A.H, Stickland, T.R, Harvery, M.L & Wilson, G.W. 1991. Architectural analysis of plant root systems. 1.- Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist* 118: 375-382.

Fitter, A.H, Nichols, R & Harvey, M.L. 1988. Root systems architecture in relation to life history and nutrient supply. *Functional Ecology* 2: 345-351.

Fleiss, J.L. 1981. *Statistical Methodos for Rates and Proportions*. Second Edition. Jonh Wiley and Sons. pp 138-159.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Instituto de Geografía, U.N.A.M. México, D.F. México.

García, M.T. & Pisanty, I. 1991. Demography of *Ipomoea pes-caprae* (L). R. Br. (Convolvulacae) in a tropical dune systems. *Sup. American Journal Botany*. 78(6): 80.

Gomez-Pompa, A. et al. 1972. Estudio preliminar de la vegetación y la flora en la región de Laguna Verde, Veracruz. Informe final del convenio celebrado entre el Instituto de Biología de la UNAM y el Departamento de Zoología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de IPN, dentro del Proyecto Estudio Ecológico de Laguna Verde, Ver.; de la Comisión Federal de Electricidad, pp 278.

Hackett.C. 1972. A method of applying nutrients locally to roots under controled conditions and some morphology effects of locally applied nitrate on the branching of wheat roots. *Aust.J.Biol.Sci* 25: 1169-80.

Hardwick, R.C. 1986. Physiological consequences of modular growth in plants. *Philosophical Transaction of the Royal Society London*. B 313: 161-173.

Harper, J.L. 1978. The demography of plants with clonal growth. En Freyaeen, A.H.J and Wolldennop (eds). *Structure and function of Plant Populations*. North Holland Amsterdam 27-48 pp.

Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. En: R.M. May (eds) *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford Gran Bretaña. 55-77 pp.

Harper, J.L. 1985. Modules branches and the capture of resurces. En: Jackson, J.B.C, Buss, L.W. and Cook, R.E.

(eds). The Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. Yale University Press. New Haven. 1-33 pp.

Harper, J.L, Jones M, & Sackville Hamilton ,N.R. 1991. The evolution of roots and the problems of analysing their behaviour. En Atkinson (eds). Plant Root Growth: an ecological perspective. Blackwell Scientific Oxford Gran Bretaña Publications pp 380.

Harris, D & Davy, A.J. 1986. Strandline colonization by Elymus farctus in relation to sand mobility and rabbit grazing. Journal of Ecology 74: 1045-1056.

Harris, G.R & Lovell, P.H. 1980 a. Adventitious root formation in Veronica spp. Annals of Botany 45: 459-468.

Hartnett, D.C & Bazzaz, F.A. 1983. Physiological integration among intracolonial ramets in Solidago canadensis. Ecology 64(4): 779-788.

Hartnett, D.C & Bazzaz, F.A. 1985 a. The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial Solidago canadensis. Journal of Ecology 73: 429-443.

Hartnett, D.C & Bazzaz, F.A. 1985 b. The integration of neighbourhood effects by clonal genets in Solidago canadensis. Journal of Ecology. 73: 415-427.

Hope-Simpson, J.F & Jefferies, R.L. 1966. Observations relating to vigour and debility in Marram Grass Ammophila arenaria (L.) Link. Journal of Ecology 54:271-274.

Huiskes, A.L & Harper, J.L. 1979. The demography of leaves and tillers of Ammophila arenaria in a dune sere. Ecology Plant 14(4): 435-446).

Hutchings, M.J & Bradbury, K.I. 1985. Ecological Perspectives on clonal herbs. Bioscience 36 (3):178-182

Hutchings, M.J. & Slade, A. 1987. Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. In: A.J, Douy, A.R, Hutchings (eds). Plant Population Ecology. Blackwell Scientific Publis. pp 83-109.

Janssen, J. G.M. 1972. Detection of some micropatterns of winter annuals in pionner communities of dry sandy soils. Acta Botanica Neerlandica. 21 (6): 609-616.

Janssen, J.G.M. 1973. The relations between variation in edaphic factors and micro-distribution of winter annual Acta Botanica Neerlandica 22 (2):124-134.

Jarvis, B.C. 1986. Endogenous control of adventitious rooting in non-woody cuttings. En Michael B. Jackson (eds). New root Formation in Plants and Cuttings. Martinus Nijhoff Publishers 265 pp.

Jerling, L. 1981. Effects of microtopography on the summer survival of Plantago maritima seedling. Holartic Ecology 4:120-126.

John, C.V.S.T, Coleman, D.C. & Reid, C.P. 1983. Growth and spatial distribution of nutrient-absorbing organs:selective exploitation of soil heterogeneity. Plant and Soil 71: 487 - 493.

Jones, M. 1985. Modular demography and form in silver birch. En White, J (eds). Studies on Plant Demographic. Academic Press New York. pp 223-237.

Kachi, N & Hirose, T. 1983. Limiting nutrients for plant growth in coastal sand dune soils. Journal of Ecology 71: 937-944.

Kellman, M. 1990. Root proliferation in recent and weathered sandy soils from Veracruz, Mexico. Journal of Tropical Ecology 6: 355 - 370.

Kellman M. & Roulet N. 1990. Nutrient flux and retention in a tropical sand-dune succession. Journal of Ecology 78: 664-676.

Krajnyk I & A. Maun. 1981. Vegetative reproduction in the juvenile phase of Ammophila breviligulata. Canadian Journal of Botany 59: 883-892.

Krajnyk, I. & Maun, M.A. 1982. Reproductive biology of Ammophila breviligulata. American Midland Naturalist 8:346-354.

Lean, P., Berrevoets, S., Lythe, S., Armstrong, W. & Blom, C.W.P.M. 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicator of the flood tolerance of Rumex species. Journal of Ecology, 77: 693-703.

Lovell, P.H. & Lovell, P.J. 1985. The importance of plant form as a determining factor in competition and habitat exploitation. En: White, J ed. Studies in Plant Demographic. Academic Press. New York EUA pp 209-221.

Marshall, J.K. 1965. Corynephorus canescens (L) P. Beauv as a model for the Ammophila problem. Journal of Ecology 53: 447-463.

Martinez, M.L & Valverde, M.T. 1992. Las Dunas Costeras. Ciencias 26: 35-42.

- Maun, M.A & Lapierre, J. 1984. The effects of burial by sand on Ammophila brevigulata. Journal Ecology, 72:827-839.
- Maze, K.M. & Whalley, D.B. 1992. Effects of salt spray and sand burial on Spinifex sericeus R.Br.. Australian Journal of Ecology 17: 9-19.
- Mc. Intyre, G. 1976. Apical dominance in the rhizome of Agropyron repens: the influence of water stress on a bud activity. Canadian Journal of Botany (54):2747-2754.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de las Dunas Costeras: factores físicos. Biótica 7(4): 577-602.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. Vegetatio 65:76-76.
- Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of plant species distribution on coastal dunes along the Gulf of Mexico. Journal of Biogeography, 15: 787-806.
- Moreno-Casasola, P., Maarel E, van der, Castillo, S. Huesca, M.L. y Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de las Dunas Costeras: estructura y composición en el Morro de la Mancha Ver. I. Biótica 7(4): 491-526.
- Moreno-Casasola, P. & Espajel, I. 1986. Clasificación and ordination of coastal vegetation along the Caribbean Sea of Mexico. Vegetatio 66: 147-182.
- Noble, J. Bell, A.D. & Harper, J.L. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I The morphology and structural demography of the Carex arenaria. Journal of Ecology 67:983-1008.
- Noble, J. & Marshall, C. 1983. The population strategy and modular physiology of Carex arenaria II. The nutrient strategy and modular physiology of Carex arenaria. Journal of Ecology 71: 865-877.
- Pavlik, B.M. 1984. Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing in situ along the coast of Oregon. Plant Cell and Environment. 7:531-539.
- Pisanty, I. 1991. Growth form and colonization attributes of a sand dune pioneer plant. Sup. American Journal of Botany. 78(6):45.
- Pemadasa, H.A. & Lovell, P.H. 1976. Effects of the timing of the life-cycle on the vegetative growth of some dune annuals. Journal of Ecology 64: 213-222.

- Peñalosa, J. 1983. Shoot dynamics and adaptative morphology of Ipomoea phillomega (Vell) House (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. *Annals of Botany* 52: 737- 754.
- Porter, J.R. & Lawlor, D.W. 1991. Plant Growth: interactions with nutrition and environment. Cambridge University Press. Gran Bretaña 284 pp.
- Platt, W.J. 1981. Adaptation to accreting coastal dunes: the myth of immobile plant. *Science* ***
- Pyke, D.A. & Thompson, J.N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67(1): 240-245.
- Ranwell, D. 1972. Ecology of Salt Marshes and Salt Dunes. Chapman and Hall. Londres, Gran Bretaña pp. 135-200.
- Sackville Hamilton N. R, Schmid B. & Harper J. L, 1987. Life-history concepts and the population biology of clonal organisms. *Proceedings of the Royal Society of London B*: 232, 35-57
- Salzman A. G. 1985 Habitat Selection in a Clonal Plant *Science* 43: 228:603.
- Sykes M.T & Willson. J.B. 1990. Dark tolerance in plants of dunes. *Functional Ecology* 4: 799-805.
- Sarukhán , J. 1973 Studies on plant demography: Ranunculus repens L. R. bulbosus L. and R. aëris L. II Reproductive strategies and seed population dynamics. *Ecology*
- Schellner, R.A., Newell, S.J. & Solbrig, T.O. 1982. Studies on the population biology of the genus Viola. IV. Spatial on pattern of ramets and seedlings in three stoloniferous species. *Journal of Ecology* 70: 273-290.
- Sauer, J.D. 1967. Geographic Reconnaissance of Seashore Vegetation along the Mexican Gulf Coast. Coastal Studies Institute, Louisiana State University, Technical Report 56.59 pp.
- Sutherland, W.J. & Stillman, R.A. 1988. The foraging tactics of plants. *Oikos* 52: 239-244.
- Smith, K.A & Rusell, R.S. 1969. Occurrence of ethylene, and its significance, in anaerobic soil. *Nature* 222: 769-771.
- Tuomi, J. & Vuorisalo, T. 1989. What are the units of selection in modular organisms?. *Oikos* 54(2): 227-233.

- Warren, G.A. 1980. Demography and Vegetative Reproduction. In: Otto T. Solbrig (eds). Demographic and Evolution in Plants Populations. Botanical Monographs Vol 15. University of California Press. 308 pp
- Watkinson, A.R. & White, J. 1985. Some life-history consequences of modular construction in plants. Philosophical Transaction of the Royal Society of London. B 313: 31-51.
- White, J. 1980. Demographic Factors in Populations Plants. In: Otto T Solbrig (eds). demographic and evolution in Plants. Botanical Monographs Vol 15. University of California Press pp 21-48.
- White, J. 1984. Plant metamerisms. In Dirzo, R. y Sarukhán, J Eds. Perspectives in plant population ecology. Sinauer and Sunderland E.U.A.. pp 15-47.
- Willis, A.J. 1963. Braunton Burrows: the effects on the vegetation of the addition of mineral nutrients of the dune soils. Journal of Ecology 51: 353-374.
- Willis, J.A. & Yemm, W.E. 1961. Braunton Burrows: mineral nutrient status of the dune soils. Journal of Ecology, 49: 377-390.
- Wilson, E.D. 1977. Ecological observation on the tropical strand plants Ipomoea pes-caprae (L.) R. Br (Convolvulaceae) Canavalia maritima. (Aubl.) THOU. (Fabaceae). Borneasia 10/11:31-42.
- Valverde, .M.T. 1992. Historias de Vida de Schizachyrium scoparium var littoralis en diferentes microambientes de dunas costeras. Tesis de Maestria. Facultad de Ciencias. 172 pp.
- Voeseinek, L.A.C.J. Blom, C.W.P.M. & Pouwels, R.H.W. 1989. Root and shoot development of Rumex species under waterlogged conditions. Canadian Journal of Botany 67: 1865-1869.
- Voeseinek, L.A.C.J. & Blom, C.W.P.M. 1989. Growth responses of Rumex species in relation to submergence and ethylene. Plant, Cell and Environment 12: 433-439.
- Zar, J.H. 1981. Statistical Methods for Rates and Proportions. Second Edition John Wiley and Son.